



стему, зависящие от времени и начальных условий,  $\mathcal{F}_1, \dots, \mathcal{F}_N$  — в общем случае нелинейные функции этих переменных. Так, величины  $x_i$  могут выражать концентрации метаболитов или числа особей.

Обычный метод исследования нелинейных уравнений типа (15.6) состоит в их линеаризации. Ищутся стационарные значения переменных  $x_1^0, x_2^0, \dots, x_N^0$ , являющиеся решениями уравнений (15.6) при  $\dot{x}_1 = \dots = \dot{x}_N = 0$ . Далее исследуются линейные уравнения, записанные в переменных, представляющих малые отклонения от стационарных значений  $x_i - x_i^0$ . При этом можно пренебречь членами второго порядка малости, нелинейными относительно  $x_i - x_i^0$ .

Начнем изложение с исследования простой линейной модели — осциллятора с трением. Уравнение движения имеет вид

$$m\ddot{x} + b\dot{x} + kx = 0. \quad (15.7)$$

Оно содержит лишь одну переменную — отклонение от положения равновесия  $x$ . Однако мы можем перейти к системе двух уравнений типа (15.6), введя вторую переменную — скорость  $y = \dot{x}$ . Имеем

$$\dot{x} = y, \quad \dot{y} = -\frac{b}{m}y - \frac{k}{m}x. \quad (15.8)$$

Оба уравнения линейны, как и исходное (15.7). Его решение имеет вид

$$x = A_1 \exp(\lambda_1 t) + A_2 \exp(\lambda_2 t), \quad (15.9)$$

где  $\lambda_1$  и  $\lambda_2$  — корни квадратного уравнения (см. далее с. 490)

$$\lambda^2 + \frac{b}{m}\lambda + \frac{k}{m} = 0. \quad (15.10)$$

При  $b^2 > 4kt$  эти корни действительны, при  $b^2 < 4kt$  — комплексны. В первом случае процесс имеет характер аperiodического затухания, во втором — затухающих колебаний. Значения  $A_1$  и  $A_2$  определяются начальными условиями.

Рациональный метод исследования динамической системы состоит в получении ее «фазового портрета». Поведение системы представляется движением изображающей точки на фазовой плоскости  $x, y$ , где  $y = \dot{x}$ . Если число переменных больше двух, то речь идет уже не о фазовой плоскости, но о фазовом пространстве. Во многих случаях, однако, оказывается возможным ограничиться системами второго порядка типа (15.8), т. е.  $N = 2$ .

На фазовой плоскости точка движется по фазовой траектории с фазовой скоростью. Уравнение фазовой траектории для осциллятора с трением получим, исключив время из уравнений (15.8). Для этого разделим второе уравнение на первое:

$$\frac{dy}{dx} = -\frac{2hy + \omega_0^2 x}{y}, \quad (15.11)$$

где  $2h = b/m$ ,  $\omega_0^2 = k/m$ . Это уравнение описывает интегральные кривые, в каждой точке которых касательная имеет наклон, равный  $dy/dx$ . Вместе с (15.8) уравнение (15.11) определяет на фазовой плоскости некоторое векторное поле с единственной особой точкой  $x = 0$ ,  $y = 0$ . Удобно исследовать это поле с помощью *изоклин*, т. е. кривых (в данном случае прямых), являющихся геометрическим

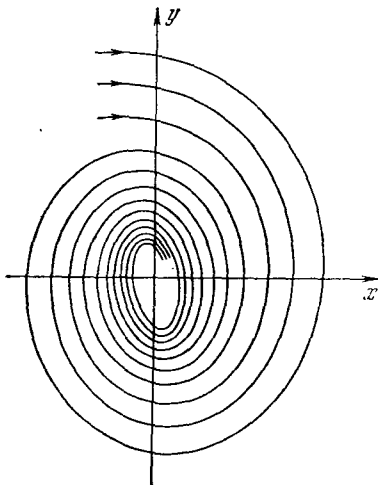


Рис. 15.2. Интегральные кривые на фазовой плоскости для затухающих колебаний осциллятора с трением

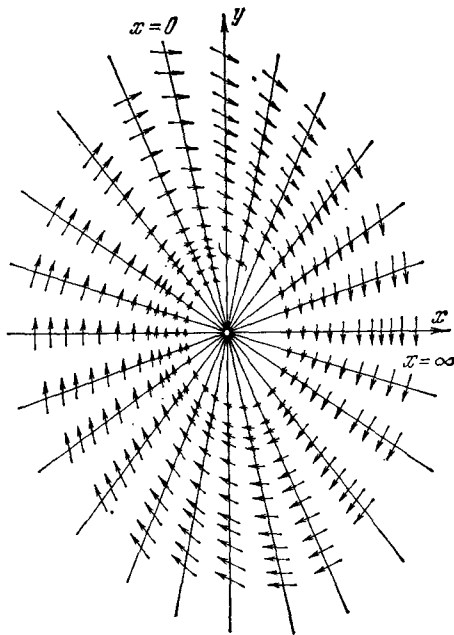


Рис. 15.3. Векторное поле для осциллятора с трением

местом точек, в которых касательные ко всем интегральным кривым имеют одинаковый наклон. В случае осциллятора уравнение изоклины с наклоном  $\kappa$  имеет вид

$$dy/dx = \kappa$$

или

$$y = ax = -\frac{\omega_0^2}{\kappa + 2h} x. \quad (15.12)$$

Таким образом, изоклины представляют собой прямые, проходящие через начало координат — через особую точку  $x = 0$ ,  $y = 0$ .

Решение уравнения (15.11) при  $b^2 < 4k/m$  или  $h^2 < \omega_0^2$  имеет вид координатного уравнения

$$y^2 + 2hxy + \omega_0^2 x^2 = C \exp\left(2 \frac{h}{\omega_0} \arctg \frac{y + hx}{\omega_0 x}\right), \quad (15.13)$$

где  $C$  — постоянная, определяемая начальными условиями. Этому решению соответствует семейство логарифмических спиралей,

показанное на рис. 15.2. Векторное поле, построенное с помощью изоклин, изображено на рис. 15.3.

Фазовая скорость находится из следующего уравнения:

$$\mathbf{v} = i\dot{x} + j\dot{y}, \quad (15.14)$$

где  $i$  и  $j$  — единичные векторы. В нашем случае из уравнений (15.8) следует

$$\mathbf{v} = iy + j(-2hy - \omega_0^2 x)$$

и

$$|\mathbf{v}|^2 = \dot{x}^2 + \dot{y}^2 = \omega_0^4 x^2 + 4h\omega_0^2 xy + (1 + 4h^2)y^2.$$

Фазовая скорость убывает по мере приближения к началу координат и обращается в нуль в этой точке.

При  $h = 0$ , т. е.  $b = 0$ , трения нет, система становится незатухающим гармоническим осциллятором. Интегральные кривые представляют семейство эллипсов

$$y^2 + \omega_0^2 x^2 = \text{const.} \quad (15.15)$$

Уравнение изоклин имеет вид  $y = -\omega_0^2 x / \kappa$ , фазовая скорость  $\mathbf{v} = iy - j\omega_0^2 x$ .

Для затухающего апериодического процесса  $b^2 > 4k/m$ , т. е.  $h^2 > \omega_0^2$ . Корни характеристического уравнения

$$\lambda_{1,2} = -h \pm \sqrt{h^2 - \omega_0^2}.$$

Фазовый портрет системы показан на рис. 15.4.

В описанных примерах мы имеем дело с различными типами особых точек, во всех трех случаях расположенных в начале координат. Для гармонического осциллятора без трения все фазовые кривые замкнуты, имеют форму эллипса. Они охватывают особую точку, называемую *центром*. Для затухающих колебаний особая точка является асимптотической точкой всех кривых, имеющих вид вложенных друг в друга спиралей. Такая точка называется *фокусом*. Наконец, при апериодическом затухании все кривые проходят через особую точку, именуемую *узлом*.

Проведем общее исследование особых точек для системы второго порядка. Имеем два нелинейных дифференциальных уравнения:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= a_1 x + a_2 y + X_2(x, y), \\ \dot{y} &= b_1 x + b_2 y + Y_2(x, y), \end{aligned} \quad (15.16)$$

где  $X_2, Y_2$  — полиномы, содержащие члены порядка выше первого относительно  $x$  и  $y$ . Правые части уравнений обращаются в нуль в начале координат  $x = 0, y = 0$ . Следовательно, это особая точка, отвечающая стационарному состоянию  $\dot{x} = 0, \dot{y} = 0$ . Ограничиваясь линейным приближением, т. е. рассматривая лишь окрестность этой точки, имеем

$$\dot{x} = a_1 x + a_2 y, \quad \dot{y} = b_1 x + b_2 y. \quad (15.17)$$

Интегральная кривая есть

$$\frac{dy}{dx} = \frac{b_1 x + b_2 y}{a_1 x + a_2 y}. \quad (15.18)$$

Ищем решения уравнений (15.17) в виде

$$x = A \exp(\lambda t), \quad y = B \exp(\lambda t).$$

Подставляем эти решения в (15.17). Получаем два однородных уравнения относительно  $x$  и  $y$ . Условие их совместности имеет вид

$$\begin{vmatrix} a_1 - \lambda & a_2 \\ b_1 & b_2 - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

или

$$\lambda^2 - (a_1 + b_2)\lambda + a_1 b_2 - a_2 b_1 = 0. \quad (15.19)$$

Так как это квадратное уравнение имеет два корня,  $\lambda_1$  и  $\lambda_2$ , и система уравнений (15.17) линейна, полное ее решение имеет вид

$$\begin{aligned} x &= A_1 \exp(\lambda_1 t) + A_2 \exp(\lambda_2 t), \\ y &= B_1 \exp(\lambda_1 t) + B_2 \exp(\lambda_2 t). \end{aligned}$$

Значения  $A_1, A_2, B_1, B_2$  определяются начальными условиями, т. е. величинами  $x, y, \dot{x}, \dot{y}$  при  $t = 0$ .

В случае осциллятора с трением  $a_1 = 0, a_2 = 1, b_1 = -\omega_0^2, b_2 = -2h$ .

Общая классификация особых точек, данная Пуанкаре, основывается на поведении интегральных кривых в ближайшей окрестности этих точек.

Если дискриминант характеристического уравнения  $D = -(a_1 - b_2)^2 - 4a_2 b_1 \leq 0$ ,

то оба корня  $\lambda_1, \lambda_2$  действительны. Если при этом  $a_1 b_2 - a_2 b_1 > 0$ , то их знаки одинаковы. Имеем следующие случаи:

1.  $\lambda_1, \lambda_2 < 0$ . Решение имеет вид убывающих со временем экспонент, т. е. система, выведенная из особой точки, в нее возвращается. Особая точка есть *устойчивый узел*.

2.  $\lambda_1, \lambda_2 > 0$ . Система удаляется от особой точки, являющейся *неустойчивым узлом*.

3. Если  $D \leq 0$  и  $a_1 b_2 - a_2 b_1 < 0$ , то корни  $\lambda_1, \lambda_2$  имеют разные знаки. Особая точка является *неустойчивой* и именуется *седлом*. Через нее проходят две интегральные кривые, называемые *сепар-*

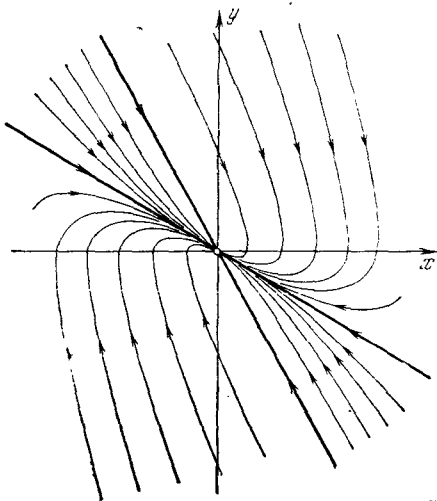


Рис. 15.4. Интегральные кривые для аperiodического затухания осциллятора с трением

рагрисами. Остальные фазовые траектории уходят в бесконечность, минуя особую точку.

4. Если  $D < 0$ , но  $a_1 b_2 - a_2 b_1 = 0$ , т. е.  $D = -(a_1 + b_2)^2$ , то  $\lambda_1 = 0$ ,  $\lambda_2 = a_1 + b_2$ . Один из корней равен нулю. Для линейной системы (15.17) получается не особая точка, но прямая, соответствующая стационарным состояниям, в которую упираются остальные интегральные прямые, направление движения по ним зависит от знака  $\lambda_2$ .

Если дискриминант  $D > 0$ , то корни  $\lambda_1, \lambda_2$  комплексно-сопряженные.

5. Действительные части  $\lambda_1, \lambda_2$  отрицательны, т. е.  $a_1 + b_2 < 0$ . В системе происходят затухающие колебания; особая точка, на которую накручиваются спиральные фазовые траектории, есть *устойчивый фокус*.

6. Действительные части  $\lambda_1, \lambda_2$  положительны, т. е.  $a_1 + b_2 > 0$ . Особая точка есть *неустойчивый фокус*, соответствующий колебаниям, нарастающим по амплитуде.

7. Корни  $\lambda_1 = -\lambda_2$  мнимые, т. е.  $a_1 + b_2 = 0$ . В системе происходят незатухающие колебания, особая точка есть *центр*. Фазовые траектории колебаний представляют собой концентрические эллипсы.

Виды особых точек показаны на рис. 15.5.

Особая точка изображает устойчивое или неустойчивое равновесие или стационарное состояние. Определение устойчивости состояния равновесия (применимое и к стационарному состоянию) по Ляпунову гласит:

«Состояние равновесия устойчиво, если для любой заданной области  $\epsilon$  допустимых отклонений от состояния равновесия имеется область  $\delta(\epsilon)$ , окружающая это состояние и обладающая тем свойством, что ни одно движение, начинающееся внутри  $\delta$ , никогда не достигает границы области  $\epsilon$ ». И наоборот, состояние равновесия неустойчиво, если имеется область  $\epsilon$ , для которой область  $\delta(\epsilon)$  не существует. Пусть на фазовой плоскости область  $\epsilon$  есть квадрат; тогда состояние  $x = x_0, y = y_0$  устойчиво, если, задав наперед сколь угодно малое положительное значение  $\epsilon$ , можно найти такое  $\delta(\epsilon)$ , что если при  $t = 0$

$$|x(0) - x_0| < \delta \quad \text{и} \quad |y(0) - y_0| < \delta,$$

то при  $t \rightarrow \infty$

$$|x(t) - x_0| < \epsilon \quad \text{и} \quad |y(t) - y_0| < \epsilon.$$

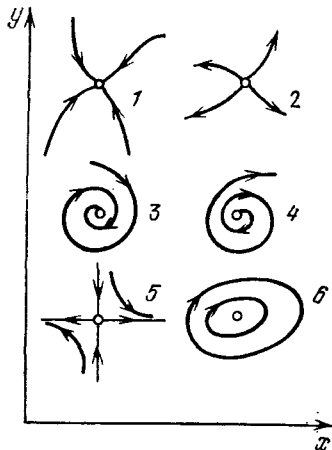
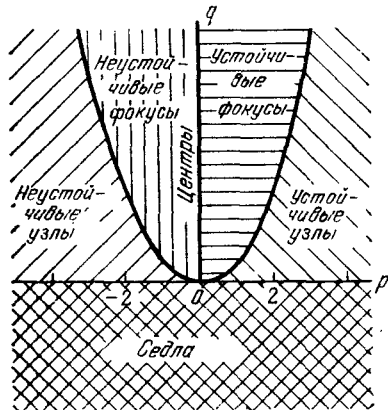


Рис. 15.5. Типы особых точек: 1 — устойчивый узел, 2 — неустойчивый узел, 3 — устойчивый фокус, 4 — неустойчивый фокус, 5 — седло, 6 — центр

Именно с такого типа устойчивостью и неустойчивостью мы имеем дело.

Излагаемая здесь теория нелинейных динамических систем развита школами Мандельштама и Андронова.

Теория нелинейных динамических систем различает «грубые» и «негрубые» системы. В первом случае малые изменения параметров системы не изменяют ее общего поведения — математическая модель устойчива по отношению к малым изменениям вида дифференциальных уравнений.



Ситуации, отвечающие пунктам 1, 2, 3, 5, 6 приведенной выше классификации, характеризуют грубые системы. Напротив, в случаях 4 и 7 системы негрубые. В самом деле, в случае 4 значение параметра  $a_1 b_2 - a_2 b_1 = 0$  является критическим, при переходе от положительного к отрицательному значению параметра вместо устойчивого узла возникает седло. В случае 7 критическим является значение  $a_1 + b_2 = 0$  — при переходе  $a_1 + b_2 > 0 \rightarrow a_1 + b_2 = 0 \rightarrow a_1 + b_2 < 0$  особые точки изменяют свой характер: неустойчивый фокус  $\rightarrow$  центр  $\rightarrow$  устойчивый фокус.

Рис. 15.6. Области особых точек

Значения параметров системы, при которых она меняет свое поведение, называются критическими или точками бифуркации.

Вернемся к характеристическому уравнению системы с двумя степенями свободы (15.19). Перепишем его в виде

$$\lambda^2 + p\lambda + q = 0. \quad (15.19a)$$

Коэффициенты  $p, q$  являются функциями параметров системы — в рассмотренном случае параметров  $a_1, a_2, b_1, b_2$ . Области различных особых точек удобно представить на плоскости  $p, q$  (рис. 15.6). Корни  $\lambda_1, \lambda_2$  имеют отрицательную действительную часть только при  $p > 0, q > 0$ . Комплексные корни, соответствующие фокусам, находятся только в области  $q > p^2/4$ , т. е. между ветвями параболы  $q = p^2/4$ , а область  $q < p^2/4$  соответствует узлам. Центры располагаются на положительной стороне оси ординат — при  $p = 0, q > 0$ . При изменении параметров системы изображающая точка может пересечь границу области. В этом случае происходит бифуркация.

Специальные случаи критических точек, отвечающих различным типам структурных неустойчивостей, рассматриваются в так называемой «теории катастроф» Тома. Мы здесь не останавливаемся на этой теории, но ее применение к некоторым специальным задачам биофизики представляется обещающим.

Среди рассмотренных линейных систем только гармонический осциллятор без трения имеет замкнутые фазовые траектории, отвечающие периодическому движению. В такой системе энергия постоянна, система консервативна. Периодические процессы в линейных неконсервативных системах невозможны.

Колебательное поведение нелинейных систем весьма сложно и разнообразно. Его изучение имеет фундаментальное значение для очень широкого круга физических проблем, в том числе для проблем биофизики.

Общие уравнения (15.6) нелинейны, то же относится к уравнениям (15.16), которые мы линеаризовали с целью исследования окрестностей особых точек. Такое исследование не отвечает, однако, на вопросы о поведении нелинейной системы на всей фазовой плоскости. Мы встретимся с нелинейными системами, характеризуемыми множественными особыми точками, в дальнейшем изложении.

Особый интерес для биологии представляют нелинейные *автоколебательные системы*, в которых устанавливаются и поддерживаются незатухающие колебания, несмотря на наличие трения. Это происходит за счет сил, зависящих от состояния движения самой системы. Размах автоколебаний определяется свойствами системы, а не начальными условиями. Из неустойчивых особых точек фазовые траектории уходят в бесконечность или к устойчивым точкам. Но в случае автоколебаний эти траектории «накручиваются» на замкнутую кривую, охватывающую особую точку — на *предельный цикл* (рис. 15.7). В свою очередь, предельные циклы могут быть и неустойчивыми. Эти ситуации присущи грубым системам, к которым относится, по-видимому, ряд биологических систем. Устойчивый предельный цикл, изображенный на рис. 15.7, соответствует незатухающим автоколебаниям. С таким явлением мы уже встречались при обсуждении свойств летательных мышц насекомых.

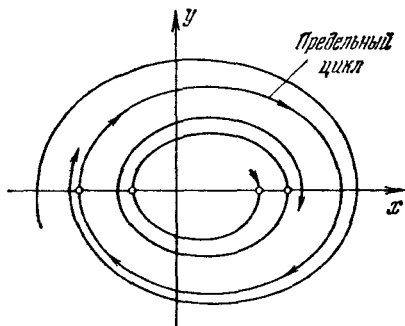


Рис. 15.7. Предельный цикл

Особенности интересующих нас химических и биологических динамических систем состоят в следующем.

1. Динамическими переменными в химии и в ряде биологических проблем являются концентрации реагентов. На той же основе в качестве переменных рассматриваются числа организмов (в популяционной генетике и экологии).

2. В химико-биологической системе химические процессы связаны с диффузионными, с транспортом вещества. Иными словами, здесь мы встречаемся не с точечными, а с *распределенными системами*. Особое значение для биологии имеет *компартамента-*



ция — подразделение системы на «отсеки», разделенные мембранами. Система гетерогенна не только химически, но и пространственно.

3. В химических системах живой природы нелинейные химические реакции сопряжены как с транспортом вещества, так и с механическими и электрическими процессами.

4. Во многих химико-биологических процессах приходится иметь дело с малыми числами молекул. Само понятие концентрации имеет в этих случаях ограниченную применимость, и в качестве динамических переменных следует вводить вероятности тех или иных состояний молекул.

Математические модели биологических процессов зачастую весьма сложны, содержат много переменных и описывают многостадийное поведение. Имеются, однако, возможности упрощенного рассмотрения, состоящего в сведении большой совокупности уравнений к двум-трем нелинейным уравнениям.

Пусть нам удалось после ряда преобразований и выбора соответствующих масштабов расположить систему нелинейных уравнений (15.6) по степеням малого параметра  $\varepsilon \ll 1$  при производной

$$\begin{aligned} \varepsilon^2 \dot{x}_i &= \mathcal{F}_i(x_1, \dots, x_N), \quad i = 1, 2, \dots, l, \\ \varepsilon \dot{x}_j &= \mathcal{F}_j(x_1, \dots, x_N), \quad j = l+1, \dots, l+m, \\ \dot{x}_k &= \mathcal{F}_k(x_1, \dots, x_N), \quad k = l+m+1, \dots, N. \end{aligned} \quad (15.20)$$

Коэффициенты  $\varepsilon^2$  и  $\varepsilon$  определяют скорости изменений переменных  $x$ . В самом деле, систему (15.20) можно переписать в виде

$$\dot{x}_i = \tau_1^{-1} \mathcal{F}_i, \quad \dot{x}_j = \tau_2^{-1} \mathcal{F}_j, \quad \dot{x}_k = \tau_3^{-1} \mathcal{F}_k,$$

где  $\tau_1 = \varepsilon^2$ ,  $\tau_2 = \varepsilon$ ,  $\tau_3 = 1$ , т. е.  $\tau_1 \ll \tau_2 \ll \tau_3$ . Если существенно поведение системы как на малых отрезках времени порядка  $\tau_1$ , так и на больших порядка  $\tau_3$ , то приходится изучать систему в целом. В других случаях ситуация иная. Так, если важны явления, происходящие за средние времена порядка  $\tau_2$ , то система упрощается. В самом деле, за эти времена «медленные» переменные  $x_k$  не успевают измениться, и можно заменить их начальными постоянными значениями. Напротив, «быстрые» переменные  $x_i$  успевают достичь своих стационарных значений, если таковые существуют. Значит, переменные  $x_i$  можно заменить их стационарными значениями. Таким образом, из  $N$  уравнений остаются лишь  $m$  уравнений. Мы не раз воспользуемся таким способом упрощения в последующем изложении.

### § 15.3. Модели Лотка и Вольтерра

Физико-математическое моделирование биологических процессов началось с модели автокаталитической химической реакции, предложенной Лотка (1920), и модели «хищник — жертва», предложенной Вольтерра (1930). Эти модели имеют много общего.